

- SPANNHOF, L. (1952): Spitzmäuse. Neue Brehm-Bücherei. Leipzig: Geest u. Portig.
 WILCKE, G. (1938): Freiland- und Gefangenschaftsbeobachtungen an *Sorex araneus*. Z. Säugetierkunde 12, 332—335.
 WOLK, K. (1976): The winter food of the European water shrew. Acta theriol. 21, 117—129.
 ZIPPELIUS, H.-M. (1958): Zur Jugendentwicklung der Waldspitzmaus, *Sorex araneus*. Bonn. Zool. Beitr. 9, 120—129.

Anschrift der Verfasser: Dr. RICHARD KRAFT und Dr. GERHARD PLEYER, Institut für Zoologie (Lehrstuhl I) der Universität Erlangen-Nürnberg, Universitätsstraße 19, D-8520 Erlangen

Paarungsrufe der Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens*) und verwandte Laute weiterer Soricidae

Von R. HUTTERER

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn

Eingang des Ms. 8. 8. 1978

Abstract

Courtship calls of the Water-shrew (Neomys fodiens) and related vocalizations of further species of Soricidae

Studied the calls of *Neomys fodiens* during courtship behaviour. The male emits series of pure tone courtship sounds while following the female. The female sometimes utters female receptive chirps when meeting a male. Similar sounds of *Crocidura russula*, *C. suaveolens*, *C. jouvenetae* and *Suncus etruscus* are also presented as a sonagram. Comparison with vocalizations of juvenile shrews supports the hypothesis that the male courtship call may reduce the aggressiveness of the female. A review of literature shows the distribution of courtship calls among the Insectivores (esp. Soricidae, Erinaceidae, Tenrecidae, Tupaiidae).

Die soziale Organisation der Wasserspitzmäuse ist noch ungeklärt. Einerseits werden sie als Einzelgänger geführt (z. B. BREHM 1877; HERTER 1967; JENKINS 1977), und ihre Zucht in Gefangenschaft (VOGEL 1972) ist fast so schwierig wie die der solitären *Sorex*-Arten. Auf der anderen Seite sprechen aber größere Wintergesellschaften (v. SANDEN 1949) und Beobachtungen herbsthlicher Massenwanderungen (PITT 1945; SETON 1945) für ein bemerkenswertes Sozialverhalten.

Sicher ist, daß Männchen und Weibchen zur Paarungszeit verträglich sind und dann für längere Zeit beim Paarungsspiel beobachtet werden können. GAUCKLER (1962) schildert, daß ein Weibchen von bis zu drei Männchen verfolgt wird. Dabei werden deutlich hörbare Laute geäußert. Ihre wohl treffendste Umschreibung stammt von SCHÜTZ (1932): die Wasserspitzmäuse „zwitschern sich in zarten Pfeiftönen ihre Zärtlichkeiten zu“. GAUCKLER (1962) spricht von einem „wispern“, das er mit dem von FRANK (1953) beschriebenen Paarungsruf der Feldspitzmaus vergleicht. BUNN (1966) hielt einige *Neomys fodiens* in Gefangenschaft und berichtet, die gemeinsam gekäfigten Tiere äußern nach einer Eingewöhnungszeit „a series of plaintive, long-drawn-out squeaks whenever they hear each other moving about“. KOSCHNIK (1974)

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4306-0330 \$ 2.50/0
 Z. Säugetierkunde 43 (1978) 330—336

© 1978 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7

Abb. 1

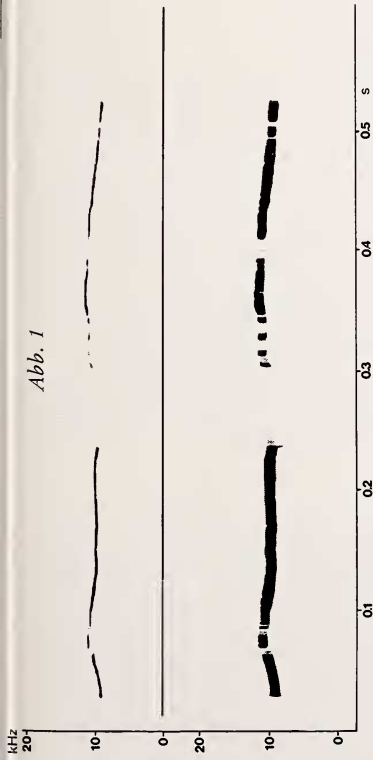


Abb. 2

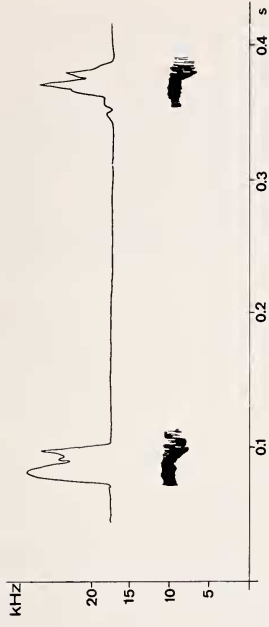


Abb. 3

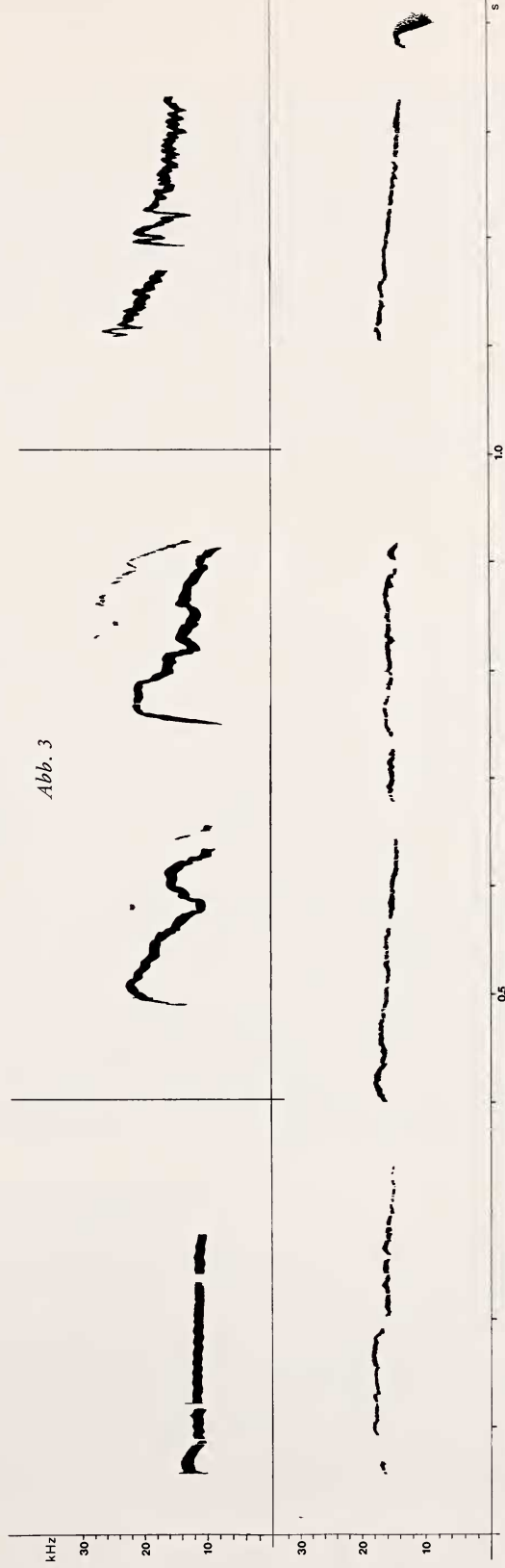


Abb. 1. Zwei Paarungsrufe aus einer längeren Ruffolge eines *Neomys fodiens* ♂. Oben: mit Filterbreite 180 Hz, unten: mit Filterbreite 1.2 kHz sonographiert. — Abb. 2. Zwei Laute eines *Neomys fodiens* ♀, die als Reaktion auf die Anwesenheit eines ♂ geäußert wurden. Zusätzlich ist der Amplitudenverlauf eingezeichnet. (Nach einem Originalsonogramm). — Abb. 3. Paarungsruf-ähnliche Laute anderer Soricidenarten. Oben links: *Crocidura russula*; Mitte: *C. jouvenetii*; rechts: *Crocidura suaveolens*. (Nach Originalsonogrammen durchgezeichnet)

beobachtete ebenfalls ein Paar Wasserspitzmäuse und vernahm nach längerer Haltung von den Tieren „ein mehr oder weniger lautes, langgezogenes Fiepen“.

Alle angeführten Beobachter konnten nicht entscheiden, ob diese Laute vom Männchen, Weibchen oder beiden Geschlechtern stammten. Auch über ihre Funktion ist nichts Genaueres bekannt. Aus diesem Grund soll hier eine eingehendere Betrachtung der Zusammenhänge erfolgen. Die im Paarungsritual von *Neomys* geäußerten Laute sind auch bemerkenswert, weil vergleichbare Lautstrukturen — soweit sich das anhand phonetischer Umschreibungen überhaupt beurteilen läßt — bisher von *Crocidura leucodon* (FRANK 1953) und *Suncus etruscus* (FONS 1974) bekannt sind, beides Angehörige der „sozialen“ Unterfamilie Crocidurinae.

Die zugrunde liegenden Beobachtungen wurden von 1975 bis 1977 an gekäfigten Spitzmäusen durchgeführt, ergänzend wertete ich einige Tonaufnahmen aus, die mir das Institut de zoologie et d'écologie animale (Lausanne) zur Verfügung stellte. Zur Aufnahmetechnik vgl. HUTTERER und VOGEL (1977).

Ergebnisse

Beobachtungen

Im Juli und August 1976 erhielt ich ein ♂ und ein ♀ von *Neomys fodiens*, die im Tierhaus des Zoologischen Forschungsinstitut und Museum A. Koenig in Außenkäfigen gehalten wurden. Bei einem ersten Versuch, beide Tiere in einen gemeinsamen Käfig zu geben, erwiesen sie sich als ausgesprochen unverträglich, so daß sie wieder in getrennt, aber nebeneinander stehende Käfige gesetzt wurden, in denen sie akustischen Kontakt hatten. Ein Jahr danach setzte ich beide Tiere in einen Doppelkäfig mit herausziehbarer Zwischenwand um. Schon am selben Tag lief das ♂ aufgeregt im Käfig herum und ließ dabei Serien von Pfeiftönen vernehmen (Abb. 1). Diese Rufe waren nun täglich zu hören. Vier Tage später öffnete ich die Zwischenwand.

Protokollauszug vom 2. 8. 1977: Um 13.20 Uhr wird das *Neomys fodiens* ♂ zum ♀ gelassen. Es fängt wieder laut und regelmäßig an zu rufen und läuft in Richtung des ♀. Das ♀ wehrt anfangs ab und läuft dann in seinen Holznestkasten. Das ♂ steht vor dem Eingangsloch und piept und steckt dabei seinen Kopf in den Nestkasten. Das ♀ schreit im Nest, das ♂ zieht von außen Grashalme und Papier aus dem Kasten heraus und legt sie neben den Eingang. Nach etwa 10 min kriecht das ♂ in den Kasten, die Rufe werden immer kürzer und leiser. Das ♀ wehrt nicht mehr ab. Beide Tiere sitzen friedlich im Kasten. In der Folge macht das ♂ Kopulationsversuche.

Die Tiere wurden zusammengelassen und verbrachten die nächsten drei Tage meist eng aneinander geschmiegt, oft in Kopula. Danach ließ das gegenseitige Interesse nach und das ♂ begab sich wieder zurück in seinen eigenen Käfig.

Beschreibung der Laute

Wie Abb. 1 zeigt, bestehen die Rufe aus einem einzigen Frequenzband, das nur wenig moduliert ist. Der Frequenzschwerpunkt (vgl. HUTTERER und VOGEL 1977) liegt bei 9.86 ± 0.48 kHz, die gesamte Variationsbreite reicht von 7.2 bis 12.8 kHz ($n = 19$). Die Länge der Rufe ist mit 0.22 ± 0.07 sec ($n = 19$) recht konstant. Die Rufe werden in regelmäßiger Folge ausgestoßen und erinnern so an die Balzrufe mancher Vogelarten. Da diese Laute nur vor der Kopulation gehört wurden, können sie zu Recht als Paarungslaute bezeichnet werden. Obwohl nur Beobachtungen an einem Wasserspitzmauspaar vorliegen, ist der Schluß wohl berechtigt, daß diese Form der Paarungslaute spezifisch für das ♂ ist, jedenfalls wurden sie mehrere Tage lang ausschließlich vom ♂ gehört. Vom ♀ waren vor und nach der Kopulationsphase nur

aggressiv getönte Abwehrlaute zu hören. In einem Fall, ein Jahr zuvor, machte ich einige Tonaufnahmen, die darauf hinweisen, daß den ♀♀ von *Neomys fodiens* ein eigener Laut zukommt, den sie im Kontakt mit ♂♂ äußern; ein ♀, das damals mit einem ihm unbekanntem ♂ zusammengesetzt worden war, gab beim Zusammentreffen mit diesem ♂ leise, melodische Töne von sich, deren Sonagramm in der Abb. 2 abgebildet ist. Ähnliche Laute habe ich auch bei *Crocidura russula* und *Sorex minutus* gehört, und zwar regelmäßig von Tieren, die zugleich submissives Verhalten gegenüber einer anderen Spitzmaus zeigten. GOULD (1969) kennt diese Laute als „female receptive chirp“ von *Suncus murinus* und *Cryptotis parva*.

Bemerkungen zu anderen Arten

Dem Paarungsruf der Wasserspitzmaus vergleichbare Lautstrukturen habe ich bei vier weiteren Soriciden-Arten beobachtet (Abb. 3). Während einer Begegnung eines ♂ und ♀ von *Crocidura russula* wurden Laute aufgenommen (Abb. 3, oben links), die denen von *Neomys fodiens* sehr ähnlich sind. In diesem Fall ist nicht bekannt, welches Tier (♂ oder ♀) die Laute geäußert hat. Bei einer Begegnung eines ♂ und ♀ von *Crocidura suaveolens* (Abb. 3, unten) registrierte ich langgezogene, hochfrequente Rufe, die an der oberen Grenze meiner Hörfähigkeit lagen. Auch in diesem Fall konnte nicht klar festgestellt werden, ob das ♂ oder das ♀ gerufen hatte. Die Lautfolge der Gartenspitzmaus gehört zu den längsten von Soriciden bekannten Lautäußerungen. Tonaufnahmen von *Crocidura jouvenetae*, die P. VOGEL an der Elfenbeinküste durchführte, enthielten in einem Fall langgezogene, modulierte Laute (Abb. 3, oben Mitte); auch in diesem Fall war ein ♂ mit einem ♀ zusammengesetzt worden. Bei *Crocidura leucodon*, einer weiteren Art dieser Gattung, beobachtete FRANK (1953) bei einem ♀, das mit einem ♂ im selben Raum untergebracht war, langgezogene Ruffolgen („Brunftsingen“). FRANK (1953) hat dieses Verhalten als Paarungsaufforderung des ♀ gedeutet.

Schließlich habe ich diesen Lauttyp bei *Suncus etruscus* festgestellt (Abb. 3, rechts), und zwar wiederum während eines Begegnungsversuches mit einem ♂ und ♀. Geschlecht und Motivation des lautgebenden Tieres sind nicht bekannt, die Aufnahme dokumentiert nur die Existenz dieses Lauttyps bei dieser Art. FONS (1974) schreibt in seiner ethologischen Studie über *S. etruscus*, daß Tiere, die Seite an Seite im selben Nest sitzen, gelegentlich Serien von Klagelauten („une série de cris plaintifs“) äußern, wenn sich eines der Tiere bewegt und das andere dabei stört. Die Motivation ist in diesem Fall also eine ganz andere als bei der Wasserspitzmaus.

Von *Suncus murinus* gibt es eine Freilandbeobachtung von PETERSON (1956): „the night seems filled with their chorus“, die aber nicht genau erkennen läßt, welche Form von Lautäußerung damit gemeint ist.

Diskussion

1. Zur Funktion der Paarungsrufe

Der Ablauf des Paarungsverhaltens bei *Neomys fodiens* ist recht einfach; das ♂ verfolgt das ♀ und äußert dabei in regelmäßiger Folge Paarungslaute, das ♀ wehrt anfangs mit schrillen Abwehrlauten ab, mit zunehmender Paarungsbereitschaft wird die Anzahl und Intensität der Abwehrlaute jedoch immer geringer. Schließlich wird das ♂ für einige Zeit toleriert, während der die Kopulationen stattfinden. In dem hier geschilderten Fall blieben ♂ und ♀ drei Tage zusammen. Die melodischen Paarungslaute des ♂ gleichen in ihrer Form den Pfiffen nestjunger Spitzmäuse, wie sie von

GOULD (1969) für *Suncus murinus* und von HUTTERER (1976) für *Sorex minutus* beschrieben wurden. Die Frequenz stimmt bei *Neomys* gut mit den Submissivlauten des ♀ überein, für *Crocidura russula* scheint dasselbe zu gelten (Abb. 4). Lautäußerungen von Jungtieren wirken auf ♀♀ sehr stimulierend (Literatur in HUTTERER 1976). Die Hypothese erscheint deshalb begründet, daß die Paarungslaute des ♂ die Abwehrbereitschaft des ♀ herabsetzen. Leider fehlen noch Untersuchungen des Lautinventars von *Neomys fodiens* (sieht man von einigen Sonagrammen in SALES und PYE 1974 und TEMBROCK 1977 ab), ein direkter Vergleich der Paarungslaute mit den Juvenillauten dieser Art ist deshalb nicht möglich.

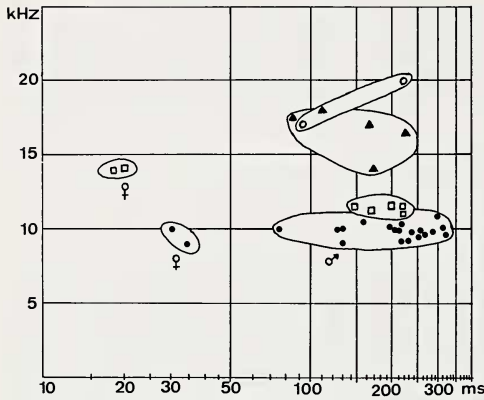


Abb. 4. Frequenz-Zeit-Charakteristik der Rufe verschiedener Arten. Links: der ♀♀ (female receptive chirp). Rechts: Paarungsrufe der ♂♂ (*Neomys*) und ähnliche Laute ohne Geschlechtsangabe. ● = *Neomys fodiens*; □ = *Crocidura russula*, ▲ = *Crocidura jouvenetae*; ○ = *Suncus etruscus*

2. Vergleich mit anderen Arten

Bei *Crocidura leucodon* liegen die Verhältnisse nach den Beobachtungen von FRANK (1953) offenbar anders. Bei dieser Art äußert das ♀ die „Brunstrufe“ und fordert das ♂ zur Paarung auf. Sollte sich dieser Verhaltensablauf als typisch auch für andere *Crocidura*-Arten herausstellen, dann bestünden Verhaltensunterschiede auf dem Gattungsniveau. Das Paarungsverhalten von *Sorex araneus* folgt dem für *Neomys* entwickelten Schema (DEHNEL 1952; CROWCROFT 1955), es kommt bei dieser Art auch vor, daß das ♀ das ♂ aktiv aufsucht (DEHNEL 1952, und eigene Beobachtungen). Außerdem ist bei *S. araneus* die Toleranzphase des ♀ auf den eigentlichen Paarungsvorgang beschränkt (eigene Beobachtung), während das *Neomys* ♂ und ♀ immerhin drei Tage friedlich im Nestkasten saßen. Lautäußerungen wie die hier beschriebenen habe ich, abgesehen von den normalen Abwehrschreien, bei *S. araneus* trotz intensiver Beobachtung (HUTTERER 1977) nicht entdecken können. Allerdings habe ich leise Pieplaute von ♀♀ gehört (female receptive chirp, nach GOULD). Auch bei *S. minutus* habe ich keinerlei Paarungslaute gehört, dieser Lauttyp wird auch in keinem Ethogramm anderer Arten dieser Gattung (*Sorex palustris*: SORENSON 1962; *S. vagrans*: EISENBERG 1964; *S. fumeus*: HAMILTON 1940) erwähnt; offenbar fehlt er in dieser Gattung. Das Vorhandensein dieser Laute bei *Neomys* kann als Hinweis auf ein ausgeprägteres Sozialverhalten angesehen werden. Die hier kurz erwähnten Beobachtungen zeigen aber deutlich, wie lückenhaft noch unsere Kenntnisse über das Fortpflanzungsverhalten der Soriciden sind; eine gründliche ethologische Untersuchung dieses Verhaltenskomplexes wäre sicher lohnend (allerdings auch sehr schwierig).

Zu den in dieser Arbeit beschriebenen Lautformen gibt es Parallelen in benachbarten Familien. Bei einigen Arten der Tenrecidae (*Setifer setosus*, *Echinops telfairi*) äußern die ♀♀ tonale Kurzlaute, während die ♂♂ kopulieren (EISENBERG und

GOULD 1970); diese Laute entsprechen dem „female receptive chirp“. Paarungslaute der ♂♂ sind nicht bekannt. Bei dem afrikanischen Igel *Erinaceus albiventris* beobachtete GREGORY (1975) einen Paarungslaut (courtship sound) des ♂, der aus einer Folge von z. T. reinen Tönen zusammengesetzt ist. Sowohl in der Struktur als auch in der Motivation des ♂ läßt sich dieser Laut direkt mit dem hier für das *Neomys* ♂ beschriebenen vergleichen. Schließlich muß noch eine Art der Tupaiidae erwähnt werden; WILLIAM et al. (1969) beschrieben das Wechselrufen bei *Tupaia palawanensis*. ♂♂ und ♀♀ äußern tonale Pfeiflaute, die von zwei Individuen alternierend geäußert werden. Die Bedeutung dieses Verhaltens ist unklar, es hat aber sicher eine Funktion im Sozialverhalten. Die Struktur dieser Laute stimmt gut mit den entsprechenden Lauten der Soricidae und Erinaceidae überein; mit der supraindividuellen Lautgebung (TEMBROCK 1973) ist jedoch eine neue Qualität bei *Tupaia* hinzugekommen, die innerhalb der Primaten weite Verbreitung gefunden hat.

Danksagungen

Von Herrn H. J. PELZ, Bonn, erhielt ich die lebenden Wasserspitzmäuse, Frau A. GERAETS, Altendorf, ermöglichte mir die Aufnahmen an *Suncus etruscus*. Herr Prof. Dr. P. VOGEL, Lausanne, stellte mir seine Tonaufnahmen zur Auswertung zur Verfügung, Herr Prof. Dr. HEIKE, Köln, gestattete mir die Arbeit am Sonagraphen. Allen herzlichen Dank!

Zusammenfassung

Im Kontext des Paarungsverhaltens wurden bei *Neomys fodiens* geschlechtsspezifische Lautäußerungen registriert. Das ♂ äußert in sexueller Erregung und während der Verfolgung des ♀ langgezogene tonale Laute, die in regelmäßiger Folge geäußert werden. Das ♀ kann beim Zusammentreffen mit einem ♂ viel kürzere Laute von etwa gleicher Frequenz abgeben. Die Ähnlichkeit der Paarungsrufe des ♂ mit den Vokalisationen juveniler Tiere erlaubt die Vermutung, daß Form und Frequenz der Paarungsrufe geeignet sind, die Abwehrbereitschaft des ♀ herabzusetzen.

Ähnliche Laute werden für vier andere Soricidenarten beschrieben: *Crocidura russula*, *C. suaveolens*, *C. jowenetae* und *Suncus etruscus*. Ein etwas weiter gefaßter Literaturvergleich demonstriert die Präsenz derartiger Laute in mindestens vier Insektivoren-Familien (Soricidae, Erinaceidae, Tenrecidae, Tupaiidae).

Literatur

- BREHM, A. E. (1877): Die Säugetiere. Brehms Tierleben. 2. Bd. Leipzig.
 BUNN, D. S. (1966): Fighting and moult in shrews. *J. Zool. (Lond.)* 148, 580—582.
 CROWCROFT, P. (1955): Notes on the behaviour of shrews. *Behaviour* 8, 63—80.
 DEHNEL, A. (1952): The biology of breeding of common shrew *Sorex araneus* L. in laboratory conditions *Ann. Univ. M. Curie-Sklod. (Sect. C)* 6, 359—376.
 EISENBERG, J. F. (1964): Studies on the behavior of *Sorex vagrans*. *Am. Midl. Nat.* 72, 417—425.
 EISENBERG, J. F.; GOULD, E. (1970): The Tenrecs: A Study in Mammalian Behavior and Evolution. *Smithson. Contrib. Zool. No.* 27, 1—137.
 FONS, R. (1974): Le repertoire comportemental de la pachyure etrusque, *Suncus etruscus* (Savi, 1822). *La Terre et la Vie* 1974, 131—157.
 FRANK, F.: Beitrag zur Biologie, insbesondere Paarungsbiologie der Feldspitzmaus (*Crocidura leucodon*). *Bonn. zool. Beitr.* 4, 187—194.
 GAUCKLER, A. (1962): Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Wasserspitzmaus, (*Neomys fodiens*). *Bonn. zool. Beitr.* 13, 321—323.
 GOULD, E. (1969): Communication in three Genera of Shrews (Soricidae): *Suncus*, *Blarina* and *Cryptotis*. *Communications in Behav. Biol., Part A*, 3, 11—31.
 GREGORY, M. (1975): Observations on vocalisation in the central african hedgehog *Erinaceus albiventris*, including a courtship call. *Mammalia* 39, 1—7.
 HAMILTON, W. J. (1940): The biology of the smoky shrew (*Sorex fumeus fumeus* Miller). *Zoologica (N. Y.)* 25, 473—492.
 HERTER, K. (1967): Die Insektenesser. In Grzimeks Tierleben. Bd. X, 183—263.

- HUTTERER, R. (1976): Beobachtungen zur Geburt und Jugendentwicklung der Zwergspitzmaus, *Sorex minutus* L. (Soricidae-Insectivora). Z. Säugetierkunde 41, 1—22.
- (1977): Haltung und Lebensdauer von Spitzmäusen der Gattung *Sorex* (Mammalia, Insectivora). Z. angew. Zool. 64, 353—367.
- HUTTERER, R.; VOGEL, P. (1977): Abwehrlaute afrikanischer Spitzmäuse der Gattung *Crocidura* Wagler, 1832 und ihre systematische Bedeutung. Bonn. zool. Beitr. 28, 218—227.
- JENKINS, P. D. (1977): Water shrew *Neomys fodiens*. In: The Handbook of British Mammals. Ed. by G. B. CORBERT and H. N. SOUTHERN, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne. p. 57—61.
- KOSCHNIK, K. (1974): Beobachtungen zur Ethologie einheimischer Soriciden. Staatsexamensarbeit Bielefeld (unveröffentlicht).
- PETERSON, G. D. (1956): *Suncus murinus*, a recent introduction to Guam. J. Mamm. 37, 278—279.
- PITT, (1945): Mass movement of water shrew. Nature 156, 247.
- SALES, G.; PYE, D. (1974): Ultrasonic communication by animals. London.
- SANDEN, W. VON (1949): Die Wasserspitzmaus. In: GUJA, Leben am See der Vögel. Marburg.
- SCHÜTZ, H. (1932): Die Wasserspitzmaus. Kosmos 29, 83—86.
- SETON, LADY (1945): The water shrew — a mass migration. J. Soc. Preserv. Faun. Empire (Hertford) N. S. 51, 18—19.
- SORENSON, M. W. (1962): Some aspects of water shrew behavior. Am. Midl. Nat. 68, 455 to 462.
- TEMBROCK, G. (1973): Untersuchungen zur supraindividuellen Lautgebung. forma et functio 6, 69—92.
- (1977): Tierstimmenforschung. Die neue Brehm-Bücherei 250. Wittenberg, Lutherstadt.
- VOGEL, P. (1972): Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Gattungen *Sorex*, *Neomys* und *Crocidura* (Soricidae). Verh. Naturf. Ges. Basel 82, 165—192.
- WILLIAMS, H. W.; SORENSON, M. W.; THOMPSON, P. (1969): Antiphonal calling of the tree shrew *Tupaia palawanensis*. Folia primat. 11, 200—205.

Anschrift des Verfassers: Dr. RAINER HUTTERER, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1

Daten zum Territorial-, Sexual- und Sozialverhalten von *Tupaia glis* Diard, 1820^{1,2}

Von K. RICHARZ und H. SPRANKEL

Zentrum für Neurologie (Neuropathologie) der Justus-Liebig-Universität, Gießen

Eingang des Ms. 31. 8. 1978

Abstract

Data on territorial, sexual, and social behaviour of Tupaia glis Diard, 1820

Recording quantitatively the interactions and the territorial behaviour of sexual partners of *Tupaia glis* (9 pairs for about 6 years) caged under constant conditions, sex-specific roles were revealed. Measured elements of behaviour were scent marking, sniffing the partner, sexual behaviour, ritualised fighting, lying in bodily contact, mutual grooming, and agonistic behaviour. The main differences in the roles of sex partners in all parameters are a quanti-

¹ Herrn Prof. Dr. Dr. h.c.mult. WULF EMMO ANKEL zum 80. Geburtstag in Verehrung gewidmet.

² Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (SFB 47, Virologie).